Bemerkungen zu *Chorthippus biguttulus hedickei* (RAMME 1942) und Beschreibung von Chorthippus *biguttulus euhedickei* n. ssp.

Otto v. Helversen

ABSTRACT

In 1942 and 1951, RAMME described a subspecies of *Chorthippus biguttulus* from the Balkans (Hungary, Roumania, Makedonia) as *Ch. biguttulus hedickei*. Now an analysis of the calling song pattern of many populations of Ch. biguttulus from the southern Balkans revealed that only the southern part of the populations mentioned by RAMME show a distinctly different song compared to Central European populations. The calling song of these southern populations is characterized by a second type of song phrase ('Klappervers'), in addition to the biguttulus-type song phrase, with a different pattern of leg movements (alternating down-up-movements at a lowered position of the hindlegs, see Fig. 5, 6). The typical form is distributed from Makedonia approximately from Prizren (Sar dag mountains) through the Rhodope mountains to the Northwest of Anatolia.

This geographical form had to be described unter a new name (*Ch. biguttulus euhedickei* n. ssp.) as the population from Budapest, the locus typicus of hedickei, shows a calling song pattern which is more like that of the nominate form.

EINLEITUNG

Die südosteuropäischen Formen der Chorthippus biguttulus-Gruppe wurden bisher meistens unter dem Namen *Chorthippus biguttulus hedickei* (RAMME 1942) geführt (vgl. z.B. RAMME 1951, HARZ 1975, WILLEMSE 1984, INGRISCH & PAVICEVIC 1985). *Stauroderus hedickei* wurde zunächst als eigene Art beschrieben, wobei RAMME aber bereits auf die noch ausstehende Bearbeitung des Materials seiner 1939 durchgeführten Reise nach Makedonien verwies. Diese Bearbeitung erfolgte 1951, wobei *hedickei* als Subspecies von *Chorthippus biguttulus* erkannt wurde. Als Verbreitungsgebiet dieser Subspecies wurde (RAMME 1951, p. 76) Ungarn, Rumänien und Makedonien angegeben.

Beim Studium der Stridulationsweisen der verschiedenen Formen von *Chorthippus biguttulus* in Europa zeigte sich nun, daß eine Grenze zwischen zwei Formen mit auffälligen Unterschieden in der Stridulation gerade das damals von RAMME angegebene Gebiet quer durchschneidet. Da die Stridulation ein wichtiger - vermutlich der wichtigste - Isolationsmechanismus zwischen verschiedenen Chorthippus-Arten ist (vgl. PERDECK 1958, v.HELVERSEN & v.HELVERSEN 1975), sollte dem Gesang auch bei der Definition von Unterarten besondere Bedeutung beigemessen werden. Deshalb sei im folgenden die Stridulationsweise - einschließlich der noch aufschlußreicheren Beinbewegung bei der Stridulation (ELSNER 1974, v.HELVERSEN & ELSNER 1977)- für verschiedene biguttulus-Formen des Balkans und Mitteleuropas beschrieben. Darauf gründet sich die Beschreibung einer neuen Subspecies.

Die Stridulation der Nominatform von *Chorthippus biguttulus*

Als Nominatform von *Chorthippus biguttulus* (L. 1758) werden die zentraleuropäischen Populationen der Art betrachtet, deren Verbreitung im Südwesten in den Pyrenäen beginnt und sich durch ganz Mitteleuropa nach Osten zieht, wobei die Südgrenze mit dem Südrand der Alpen zusammenfällt und die Form im Norden weit nach Skandinavien vorstößt. Die Einschätzung der Verbreitungsgrenze im Südosten hängt von der Bewertung von *Chorthippus biguttulus hedickei* ab (s.u.). Der Spontangesang von *Chorthippus biguttulus* ist verschiedentlich beschrieben worden (FABER 1953, JAKOBS 1953, v.HELVERSEN 1972). JAKOBS (1963) untersuchte die Variabilität innerhalb verschiedener Populationen Mitteleuropas und ELSNER (1974) analysierte den Gesang der Art erstmalig unter Einbezug der Beinbewegung.

Der Spontangesang von *Chorthippus biguttulus* besteht aus mehreren Versen (im typischen Fall 3 - 5). Die Verse sind aus Silben und Silbenpausen aufgebaut, welche durch eine charakteristische Folge von Ab-Auf-Bewegungen der Singbeine erzeugt werden (Abb. 1). Bei der Nominatform werden die meisten Silben durch eine dreimalige Ab-Auf-Bewegung erzeugt. Dann wird das Bein am oberen Umkehrpunkt der Bewegung angehalten, wodurch die Silbenpause entsteht. Eine derartige Silbe setzt sich folglich aus 6 Pulsen zusammen (jeder Puls entsteht durch eine Abwärts- oder eine Aufwärtsbewegung des Beines). Neben 6-pulsigen Silben können besonders zu Beginn eines Verses gelegentlich auch 4-pulsige und - besonders gegen Ende eines Verses - auch 8-pulsige Silben auftreten, kurz vor Versende manchmal auch noch längere Silben. In dieser Hinsicht kann zwar eine starke Variabilität auch zwischen den Individuen derselben Population bestehen, 6-pulsige Silben sind aber bei fast allen Individuen am häufigsten und viele Tiere singen ausschließlich 6-pulsige Silben. Abb. 1 zeigt außerdem, daß die beiden Singbeine im typischen Spontanvers nicht völlig synchron, sondern leicht phasenverschoben, bewegt werden, wobei sie nicht exakt das gleiche Bewegungsmuster ausführen (Muster 1 und Muster 2, ELSNER 1974).

Beim Werbegesang von *Chorthippus biguttulus biguttulus* können zusätzlich zu den Versen des Spontangesanges auch "Nachgesänge" beobachtet werden (Abb. 2). Bei diesen "Nachgesängen" werden die Singbeine sehr steil angestellt, also sehr hoch gehoben, so daß nur der unterste proximale Teil der Feile die Schrilladern des Vorderflügels berührt. Diese Nachgesänge sind wesentlich leiser als der Spontangesang. Die Bewegungskoordination im Nachgesang ist eine gelockerte, etwas unregelmäßigere Abwandlung des typischen biguttulus-Musters im Spontanvers.

Beschreibung der Stridulation topotypischer *Chorthippus biguttulus hedickei*

Als RAMME 1942 *hedickei* beschrieb, erwähnte er zunächst seine Funde aus Makedonien, dann solche aus Rumänien (Calimanesti, Cozia, Herkulesbad, Domogled), wählte dann aber als Typus ein Exemplar aus Budapest. Deshalb habe ich den Gesang einiger Tiere vom locus typicus, dem Szechenyi-Berg bei Budapest, untersucht. 27.9.-10.10.1977, leg. M. Geinitz). Es ergab sich, daß der Gesang dieser Tiere im wesentlichen denen der mitteleuropäischen Nominatform glich (Abb. 4): Nach einem Spontangesang, dessen Bewegungsmuster in keiner Weise vom mitteleuropäischen Typ abwich, konnte allerdings in manchen Gesängen ein leiser Nachgesang folgen (Abb. 4). Das Muster dieses Nachgesanges ähnelt dem bereits erwähnten Nachgesang im Werbegesang bei der Nominatform, weist aber auch Anklänge an den noch zu besprechenden charakteristischen "Klappervers" der südbalkanischen Populationen auf.
Außerdem habe ich Tiere aus dem Cozia-Gebirge (Süd-Karpathen, Rumänien) untersucht (Abb. 3). Dem Spontangesang dieser Tiere fehlte jede Form eines Nachgesanges. Die beiden untersuchten Männchen sangen relativ viele, kurze Verse, was aber auch im sonstigen mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet gelegentlich vorkommt.

Damit singen die Populationen aus dem nördlichen Balkan aber wesentlich anders als die makedonischen *Chorthippus biguttulus*, die RAMME möglicherweise bei seiner Beschreibung von hedickei vor allem im Auge hatte. Diese sind nämlich durch einen auffälligen, klappernd-schnarrenden Nachgesang gekennzeichnet. Aus diesem Grund benenne ich die Form, welche von Makedonien an über den Balkan nach Süden und Osten verbreitet ist:

Chorthippus biguttulus euhedickei n.ssp.

Typus: 1 Männchen, 8.9.1986, leg. H. Kriegbaum, Pangäon-Gebirge, Nordost-Griechenland; in coll. v. Helversen.

Diagnose

Die Subspecies ist durch ihren von der Nominatform abweichenden Spontangesang gekennzeichnet. Neben den typischen biguttulus-Versen, die in ihrem Aufbau dem Gesang der Nominatform ähneln, aber bei den typischen Populationen fast durchweg aus 4-pulsigen Silben bestehen, tritt regelmäßig in jedem Gesang ein zweiter Verstyp, ein "Klappervers" auf (s. Abb. 5). Die Bewegungskoordination der Singbeine in diesem Klappervers weicht wesentlich vom biguttulus-typischen Hauptvers ab und ist durch kurze, heftige Ab-Auf-Bewegungen der Singbeine gekennzeichnet. Der Klappervers zeigt daher nicht das für die biguttulus-Verse typische Silbenmuster und hat einen völlig anderen Klang. Wenn man das nur von einem Singbein erzeugte Lautmuster betrachtet (Abb. 6c), erkennt man Folgen von Doppelpulsen, wobei jeweils der erste der zwei sehr kurzen, aber lauten Pulse auf die Ab- und der zweite auf die Auf-Komponente der Beinbewegung zurückgeht. Die Ab-Auf-Bewegungen beider Beine werden alternierend ausgeführt, so daß sich insgesamt bei intakten Tieren ein etwas unübersichtlicheres Lautmuster ergibt. Bei den heftigen Abschlägen der Beine wird das Substrat, auf dem die Heuschrecke sitzt, in Vibrationen versetzt, was möglicherweise eine besondere Bedeutung für die Nah-Kommunikation hat. Die Stellung der Beine, vor allem beim Umkehrpunkt des Abschlags, erreicht einen für den Gesang von *Ch. biguttulus* ungewöhnlich niedrigen Punkt (s. Abb. 5,6), d. h. eine fast körperparallele Ausrichtung der Singbeine. In dieser Situation rutscht der Kontaktpunkt zwischen Femur und Schrillader sehr weit nach distal. Anpassung an diese Form der Beinbewegung ist anscheinend eine distal besonders lange Feile auf der Femur-Innenseite.
In einem Gesang von *Ch. biguttulus euhedickei* folgen sich biguttulus-typische Normalverse und Klapperverse in populationsspezifischer Weise: In manchen Populationen folgt auf mehrere Normalverse ein Klappervers, in anderen auf einen oder zwei Normalverse eine ganze Reihe von Klapperversen. Manche Populationen (s. Abb. 5,6) singen ganz regelmäßige Wechsel von je einem Normal- und einem Klappervers.

Verbreitung

Ch. biguttulus euhedickei ist von Makedonien über die Rhodopen bis in das nordwestliche Anatolien verbreitet, ferner über fast das gesamte griechische Festland (ohne Peloponnes).

Geographische Variabilität

Die am meisten von der Nominatform abweichende Form von *euhedickei*, die zusätzlich zum Klappervers noch durch fast durchgehend 4-pulsige Silben im Normalvers gekennzeichnet ist, kommt in einem Streifen von Prizren (Shar Planina) über die Rhodopen (nördl. Drama) und das Pangäon-Gebirge bis in die nordwestliche Türkei (Bolu-Dagh, Ulu-Dagh) vor. Nördlich davon besteht ein breiter Hybridationsstreifen mit der Nominatform (Nachweise von der Crnaljeva-Planina bei Stimlje und aus den Bergen östlich Vranje). Innerhalb dieses Hybridisationsstreifens gibt es nur gelegentlich (und nicht bei allen Tieren) Klapperverse, die oft auch eine kleinere Amplitude der Bewegung aufweisen und daher vergleichsweise leise sind. Die Tiere des griechischen Festlandes zeigen im Normalvers meist unregelmäßige Anzahlen von (oft 6 - 8) Pulsen pro Silbe. Der Klappervers ist bei diesen Tieren allerdings in voller Stärke ausgebildet und oft sogar besonders lang (s. Abb. 6).

Morphologie

Das von RAMME zur Kennzeichnung von *hedickei* herangezogene Flügelmerkmal (Verjüngung des Subcostalfeldes zur Flügelbasis zu) kennzeichnet auch die Populationen von *euhedickei* und wird umso undeutlicher und variabler, je weiter nördlich die untersuchten Populationen liegen. F. WILLEMSE hat mich darauf aufmerksam gemacht, daß die Länge der Feile auf der Innenseite der Hinterfemora der Männchen ein wichtiges diagnostisches Merkmal ist, da diese Feile bei griechischen und makedonischen biguttulus-Populationen relativ viel länger ist als bei der Nominatform (was, wie erwähnt, mit der Bewegungskoordination beim Klappervers korreliert). Eine genauere quantitative Analyse dieses Merkmals ist gemeinsam mit F. WILLEMSE in Bearbeitung.

Diskussion

Auf dem südlichen Balkan kommt also eine durch ihren Spontangesang eindeutig von der Nominatform unterschiedene geographische Form des Rassenkreises von *Chorthippus biguttulus* vor, für die hiermit ein eigener Name vorgeschlagen wurde.

In den Gebirgen der Balkanhalbinsel haben sich anscheinend auch bei *Ch. biguttulus*, wie in vielen anderen Tiergruppen, unterschiedliche glaziale Einwanderungswellen überlagert und sich lokale, separierte Populationen (z.B. auf Bergipfeln) ausgebildet. Daher können sich mosaikartige Verbreitungsmuster verwandter Formen ergeben. Dies gilt für einige Gebirge des südlichen griechischen Festlandes (WILLEMSE mdl.) und anscheinend auch für die biguttulus-Populationen Bosniens und der Herzegovina (MIKSIC 1973). Im nördlichen Jugoslawien tritt dann nur noch die Nominatform auf.

Es stellt sich nunmehr die Frage, ob die Subspecies *Ch. biguttulus hedickei* aufrecht erhalten werden sollte. Es ist wohl zu vermuten, daß RAMME eher die südlichen, makedonischen Populationen vor Augen hatte, als er *hedickei* beschrieb. Leider aber legte er als locus typicus Budapest fest, wo bestenfalls letzte genetische Ausläufer der südbalkanischen Form bereis im wesentlichen in die Nominatform übergegangen sind. Aufgrund der Regeln der zoologischen Nomenklatur ist es aber leider nicht möglich, den Namen hedickei für die tatsächlich deutlich von der Nominatform abweichenden Populationen des südlichen Balkans und des nordwestlichen Anatoliens zu verwenden.

Danksagung

Für das Mitbringen lebender Männchen von *Chorthippus biguttulus* vom Szechenyi-Berg in Budapest danke ich Marietta Geinitz herzlich. Herr H. Kriegbaum und K.G. Heller haben mir ebenfalls wichtige Tiere aus dem Balkan mitgebracht, insbesondere die Typus-Serie von *Ch. biguttulus euhedickei*. Mit beiden konnte ich Fragen der Rassenbildung bei Heuschrecken diskutieren. Vor allem aber danke ich Herrn F. Willemse für viele Diskussionen, Anregungen und Hinweise auf wichtige Fundorte. Erst in der Diskussion mit ihm schälte sich in den letzten Jahren ein allmähliches Verständnis der Rassengliederung der Chorthippus-Arten auf dem südlichen Balkan heraus.

Verfasser:
Prof.Dr.Otto v.Helversen
Institut für Zoologie
Lehrstuhl II, Staudtstr. 5
8520 Erlangen

LITERATUR

ELSNER, N. (1974): Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers. I. Song patterns and stridulatory movements. - J. comp. Physiol. 88, 67 - 102.

FABER, A (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten, Orthoptera I. Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihre Funktion. Stuttgart.

HARZ, K. (1975): Die Orthopteren Europas II (Series entomologica 11). The Hague, 939 S. (Dr. W. Junk).

INGRISCH, S. & D.PAVICEVIC (1985): Zur Faunistik, Systematik und ökologischen Valenz der Orthopteren von Nordost-Griechenland. - Mitt. Münch. Ent. Ges. 75, 45 - 77.

JAKOBS, W. (1953): Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken.- Z. Tierpsychol. Beiheft 1.

MIKSIC, S. (1973): Die Orthopteren-Fauna der Gebirgen Maglic, Volujak und Zelengora. -Wiss. Mitt. des Bosnisch. Herzegovinischen Landesmuseums 3: 145-159.

PERDECK, A.C. (1957): The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers *Chorthippus brunneus* THUNBERG and *Chorthippus biguttulus L.* - Behaviour 12: 1 - 75.

RAMME, W. (1942): Zur Orthopterenfauna von Rumänien.- Mitt. Zool. Mus. Berlin 25: 323 - 336.

RAMME, W. (1951): Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien.- Mitt. Zool. Mus. Berlin 27: 1 - 431.

WILLEMSE, F.(1984): Catalogue of the Orthoptera of Greece. 275 S. Athen (Hellenic Zool. Society).

4 s

500 ms

Abb. 1

Gesang eines Männchens von Chorthippus biguttulus biguttulus aus dem nördlichen Jugoslawien (Begunje bei Kranj, Slowenien, 14.8.1980 leg. K.G. Heller & M. Volleth). Der untere Teil der Abbildung gibt einen zeitlich gedehnten Ausschnitt aus dem zweiten Vers des Gesanges wieder. In dieser und allen folgenden Abbildungen geben die beiden oberen Spuren jeder Teilabbildung die Bewegung des rechten und des linken Singbeins wieder, die dritte Spur zeigt ein Oszillogramm des bei der Beinbewegung erzeugten Lautes.

A

4 s

B

500 ms

C

Abb. 2

Werbegesang (mit werbendem Nachgesang) eines Männchens von Chorthippus biguttulus biguttulus aus Nordspanien (Sierra de la Pena, Puerto de Oroel, Südpyrenäen, 22.8.1977, leg. v. Helversen). A: Übersicht über einen Werbegesang; B: Ausschnitt aus dem ersten Vers; C: Vers aus dem Nachgesang. Man beachte die erhobene Beinstellung während des Nachgesanges und das dem eigentlichen biguttulus-Vers ähnliche Bewegungsmuster im Nachgesang.

A

4 s

B

1 s

Abb. 3

Gesang eines Männchens von Chorthippus biguttulus aus dem Cozia-Gebirge (Rumänien). A: Fortlaufende Aufzeichnung des Gesanges, der aus 7 relativ kurzen Versen bestand (am Ende auf der Tonspur Antwort eines Weibchens). B: ein einzelner Vers in größerer Zeitdehnung; die Tonspur zeigt das Muster 1 (dem Männchen war eine Elytre entfernt worden, weshalb nur ein Bein ein Lautmuster erzeugen

A

4 s

B

500 ms

C

Abb. 4

Gesang eines Männchens von Chorthippus biguttulus hedickei vom Locus typicus der Subspecies, dem Szechenyi- Berg bei Budapest (A. 10. 1977, leg. M. Geinitz). A: Vollständiger Gesang; B: Ausschnitt aus einem Vers (die Tonspur zeigt bei dem Männchen, bei dem eine Elytre entfernt worden war, das Muster 1); C: Nachgesang (Zeitachse wie B). Man beachte, daß der Nachgesang (wenn auch mit kleinerer Amplitude) ein angedeutetes biguttulus - Silben - Muster aufweist und daß die Singbeine nicht weiter nach unten geführt werden als im Normalvers.

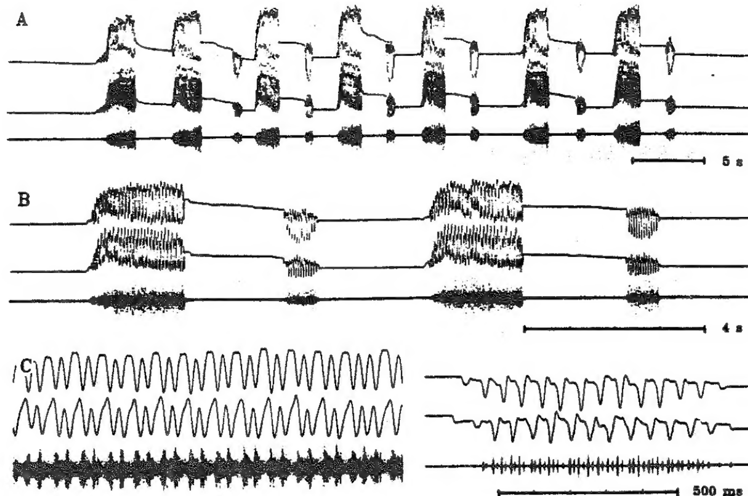


Abb. 5

Gesang eines Männchens von Chorthippus biguttulus euhedickei n.ssp. (Pangäon-Gebirge, Nordgriechenland, 8.9.1986, leg. H. Kriegbaum). A: Vollständiger Gesang, beginnend mit zwei Normalversen und ansonsten aus einer regelmäßigen Folge von je einem Normalvers und einem "Klappervers" bestehend; B: Ausschnitt aus dieser Folge; C: Ausschnitt aus dem Normalvers und aus einem "Klappervers" bei stärkerer Zeitdehnung. Das Tier war intakt, so daß sich in der Tonspur Muster 1 und Muster 2 überlagern. Man beachte die regelmäßig 4-pulsigen Silben (nur gegen Versende gelegentlich 6-pulsige Silben) und die völlig abweichende Bewegungskoordination beim "Klappervers".

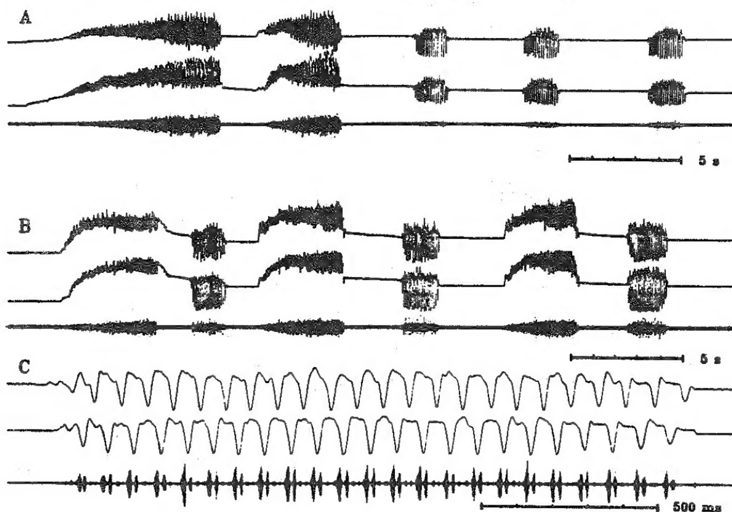


Abb. 6

Gesänge zweier Männchen von Chorthippus biguttulus euhedickei aus Griechenland. A: Gesang mit zwei Normalversen und drei "Klapperversen" (Mittelgriechenland, Kleistos nw. Karpenision, 15.8.1981 leg. v.Helversen). B: Gesang mit abwechselnden Normalversen und Klapperversen (Cholomonda-Gebirge, Chalkidike, bei Taxiarchis, 14.8.1979 leg. K.G. Heller & M. Volleth); C: Zeitlich stärker gedehnter "Klappervers" dieses Männchens. Da dem Männchen eine Elytre entfernt worden war, zeigt die Tonspur nur die von einem Singbein erzeugten Laute (zugehörig zur darüber liegenden Bewegungsspur). Man beachte, daß die Beinbewegung bei den Klapperversen ungewöhnlich weit nach unten reicht.